Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Serie Zoología 74(1): 21-34. 2003

Índices filogenéticos para la conservación: una discusión del método

JOSÉ LUIS SALINAS GUTIÉRREZ*

Resumen. Se realizó un análisis aplicando índices filogenéticos a los Papilionoidea en ocho unidades geográficas con bosque tropical perennifolio en México. Se probaron dos índices: May y Vane-Wright. Los índices son una herramienta para definir prioridades de conservación dentro de una estrategia. Sin embargo, los resultados obtenidos sugieren que existen diferentes maneras de interpretarlos, lo cual indica que hay más de una inferencia de los mismos.

Palabras clave: índices filogenéticos, mariposas, bosque tropical perennifolio.

Abstract. An analysis was carried out applying phylogenetic indices to the Papilionoidea for eight geographical units with tropical rain forest in Mexico. Two indices were used: May and Vane-Wright. These indices are a tool defining strategies for conservation priorities. The results show that there are several possible interpretations and thus more than one inference can be derived from these indices.

Key words: phylogenetic indices, butterflies, tropical rain forest.

Introducción

Las ideas básicas que permiten entender la biodiversidad son su magnitud, las relaciones entre grupos, la distribución espacial, los patrones y las causas que la generan. Éstas se hacen más complejas cuando entendemos que la diversidad biológica se encuentra distribuida en tres niveles: genes, especies y ecosistemas. La

* Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Apartado postal 04510, México, D. F., México. sgjl@att.net.mx

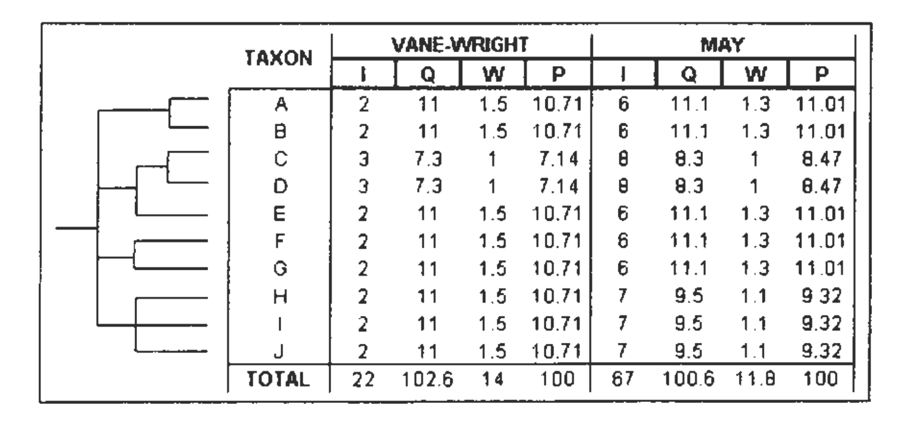
magnitud ha sido cuantificada y evaluada de diferentes formas, desde estimaciones que van del número total de especies hasta medidas que involucran la abundancia relativa. Actualmente han surgido criterios con otros enfoques que permiten interpretar la diversidad. Entre estas propuestas se encuentran los índices filogenéticos, los que se refieren a la evaluación de la diversidad con base en las relaciones de parentesco entre las especies y asignan un peso específico a éstas. Es importante aclarar que entre más aislado esté un taxón más peso filogenético le confiere el índice. Estos criterios constituyen alternativas o son complementarios a otros ya existentes, con el objeto de evaluar la riqueza de un hábitat (May 1990, Vane-Wright *et al.*1991).

El orden Lepidoptera está representado por 32 superfamilias y 124 familias. Los Papilionoidea incluyen aproximadamente 146 000 especies a escala mundial (Heppner 1993) y se consideran como un taxón modelo para estudios de biodiversidad y conservación (Llorente *et al.* 1993), principalmente por el nivel de conocimiento alcanzado en el grupo. En México se encuentra aproximadamente el 10% de las especies de Papilionoidea. El estado de conservación de las áreas donde las mariposas viven es crítico, y su conservación es un factor importante. En México, los bosques tropicales perennifolios se estiman como zonas de gran importancia para la conservación, ya que en ellos se registra más del 50% de las especies de Papilionoidea del país (Salinas 1999).

Material y método

El presente estudio se realizó en los bosques tropicales perennifolios de la vertiente atlántica de México. Se consideraron ocho unidades geográficas: Agua Blanca (ab), Cerro del Coconá (cc), Tenosique (ten), Chalchijapa (cha), San Isidro La Gringa (lg), Sierra de Juárez (sj), Chajul (chj) y Los Tuxtlas (lt). Se incluyó solamente la categoría especie, la cual abarca 1006 especies en México.

Los índices filogenéticos consideran las relaciones de parentesco (May 1990, Vane-Wright *et al.* 1991). El primero incluye el número de ramas terminales que aparecen en cada grupo y éstas se suman con dirección hacia la raíz, mientras que el segundo considera el número de nodos a los que pertenece un taxón terminal. Por ejemplo, tomamos un cladograma con diez especies ((A, B)((C, D)E)(F, G)(H, I, J)), para determinar el valor filogenético de cada terminal deben calcularse cuatro términos: **I**, número de grupos o nodos involucrados para cada terminal; **Q**, coeficiente de peso taxonómico (**I** total / **I** individual); **W**, valor estandarizado del peso taxonómico básico (**Q** / **Q** mínima) y **P**, porcentaje que aporta cada taxón. Los índices de May y Vane-Wright son idénticos para árboles completamente resueltos; sin embargo, cuando un árbol presenta politomías, el índice de Vane-Wright proporciona menos información que el de May (Fig. 1). Esta información se refiere a los valores de contribución de cada taxón (**P**). El valor de **I** aumenta conforme crece el número de taxones. Sin embargo, este aumento hace que el



TAXON	VANE-WRIGHT				MAY			
	I	Q	W	P	I	Q	W	P
A	2	11	1.5	10.71	6	11.1	1.3	11.01
B	2	11	1.5	10.71	6	11.1	1.3	11.01
C	3	7.3	1	7.14	8	8.3	1	8.47
D	3	7.3	1	7.14	8	8.3	1	8.47
E	2	11	1.5	10.71	6	11.1	1.3	11.01
F	2	11	1.5	10.71	6	11.1	1.3	11.01
G	2	11	1.5	10.71	6	11.1	1.3	11.01
H	2	11	1.5	10.71	7	9.5	1.1	9.32
I	2	11	1.5	10.71	7	9.5	1.1	9.32
J	2	11	1.5	10.71	7	9.5	1.1	9.32
TOTAL	22	102.6	14	100	67	100.6	11.8	100

Fig. 1. Ejemplo de los resultados de los índices de Vane-Wright y May para 10 taxones con una filogenia hipotética.

valor de **P** disminuya. Esto es, si son pocas las especies en una unidad, los valores de contribución que éstas tengan serán grandes, mientras que si son muchas las especies que forman la fauna de la unidad, su contribución será menor.

Para calcular la contribución filogenética de las especies consideradas en el presente trabajo se aceptó una filogenia no resuelta, basada en la clasificación taxonómica del grupo, considerando las categorías familia, subfamilia, género y especie, en un árbol sin resolver con varias politomías. Esto obedece a que no se cuenta con una filogenia completa de Papilionoidea, lo cual no significa que no exista, sino que no ha sido completamente interpretada. Aun si existiera una filogenia completa del grupo, siempre trataríamos en este trabajo con una filogenia parcial, puesto que no incluiría a todos los Papilionoidea, sino sólo los que existen en los bosques tropicales perennifolios de México. Finalmente se incluyen las unidades bosque tropical perennifolio (BTP) y México (MEX), y se discute por qué sólo se considera una filogenia incompleta y sin resolver para calcular los índices.

Resultados

A) Una aplicación de los índices: filogenia parcial

En vista de que no se conoce la filogenia y considerando la "filogenia disponible" (es importante aclarar que la filogenia utilizada se creó con base en el arreglo taxonómico del grupo) se identificaron las especies con mayor aporte taxonómico para cada unidad geográfica aplicando el índice de May, que aporta más información acerca de los taxones terminales (especies). En el Cuadro 1 se listan las especies con mayor porcentaje taxonómico para cada una de las unidades, además de indicar el porcentaje de contribución taxonómica (**P**) obtenido para las

Cuadro 1. Especies de Papilionoidea con mayor peso taxonómico por unidad geográfica

			Unidad geográfica									
Especie	P (BTP)	P (MEX)	ab	cc	ten	lg	cha	sj	chj	lt	BTP	MEX
Mimoides ilus	0.6599	0.4365	X									
Priamides anchisiades	0.6929	0.4197		X	X	X	X		X			
Calaides androgeus	0.6596	0.4365			X							
Heraclides thoas	0.6929	0.4547	X		X							
Eurytides salvini	0.7294	0.4744				X			X		X	X
Protesilaus macrosilaus	0.7294	0.4547						X	X	X	X	
Troilides torquatus	0.7294	0.4744						X			X	X
Papilio polyxenes	0.7294	0.4193						X		X	X	
Pyrrhosticta victorinus	0.7294	0.4365						X		X	X	
Pterourus pilumnus	0.7294	0.3763								X	X	
Baronia brevicornis		0.4744										X
Parnassius phoebus		0.4744										X

unidades BTP y MEX; como puede verse, sólo aparece la familia Papilionidae. Los valores altos son producto de los géneros representados por una sola especie. La familia Papilionidae aparece como el grupo de mayor aporte taxonómico, debido a que todas las especies que pertenecen a ella presentan los valores más altos.

Considerando la unidad BTP, son seis las especies con mayor contribución, mientras que para México son cuatro. De estas últimas, dos (*Baronia brevicornis* y *Parnassius phoebus*) pertenecen a dos subfamilias que no se localizan en el bosque tropical perennifolio (Baroniinae y Parnassinae, respectivamente). Esto parece indicar que la familia tiene un peso taxonómico importante con respecto a todas las que habitan en México, y por ello debe considerarse para un análisis más detallado de su aporte taxonómico. De las especies de mayor peso taxonómico en México, *Eurytides salvini* y *Troilides torquatus* también son de gran aporte taxonómico para la unidad BTP. La suma de las expresiones obtenidas para cada especie a través de los índices ofrece información del valor taxonómico total que aporta cada unidad. El valor correspondiente a esta información es **W** (peso taxonómico). Considerando este valor, se obtuvo un total por unidad. El peso taxonómico de los Papilionoidea por unidad se presenta en el Cuadro 2, con base en el índice de Vane-Wright.

Como se mencionó, los cálculos para la obtención de los índices se realizaron también para las unidades del bosque tropical perennifolio y para México. El peso taxonómico de las especies en cada una de estas dos unidades y en las individuales hacen de Los Tuxtlas la unidad con mayor contribución taxonómica. Estos valores siguen un patrón general: cuando se calcula este valor para la unidad BTP, decrece, pero si se obtiene para la unidad MEX, se incrementa. El cambio de peso taxonómico expresado en cada unidad se establece por el número variable de especies involucradas.

Cuadro 2. Peso taxonómico de Papilionoidea por unidad geográfica

		Peso taxonómico (W)					
Unidades	# Especies	por unidad	Promedio	Para BTP	Promedio	Para MEX	Promedio
Agua Blanca	129	295.82	2.29	244.63	1.90	250.14	1.94
Cerro Coconá	207	426.41	2.06	375.84	1.82	382.04	1.85
Tenosique	130	281.90	2.17	276.82	2.13	283.49	2.18
La Gringa	160	349.19	2.18	317.77	1.99	326.05	2.04
Chalchijapa	173	364.34	2.11	311.62	1.80	317.47	1.84
Sierra de Juárez	355	700.01	1.97	675.17	1.90	684.42	1.93
Chajul	352	667.13	1.90	616.93	1.75	625.27	1.78
Los Tuxtlas	487	842.79	1.73	861.79	1.77	865.25	1.78

El peso taxonómico promedio expresado por cada especie se presenta en el Cuadro 2, donde se observa que el orden de magnitud de los valores aparentemente no tiene diferencias significativas. Este valor se obtiene para cada unidad local y para BTP y MEX. Con estos datos se construyó una gráfica (Fig. 2) para determinar el comportamiento y determinar si el peso taxonómico es un artefacto metodológico o si realmente la especie es filogenéticamente más importante. En esta misma figura se observa que el valor promedio se distribuye sobre un mismo valor. Sin embargo, los intervalos de confianza para cada unidad son distintos en los tres casos. Para la unidad Agua Blanca (n=129), cuando es analizada aisladamente, el intervalo de confianza es grande, mientras que para la unidad MEX (n=1,006) el intervalo es pequeño, lo que significa que el valor promedio de las especies en la unidad local es grande por tratarse de especies localizadas en ramas no tan diversificadas, mientras que los valores de las especies en la unidad MEX son pequeños, porque ahora las especies se localizan en ramas más diversificadas provocando que el valor de peso taxonómico esté influido por el número de especies en cada grupo: el valor promedio diminuye porque los cálculos realizados en las unidades BTP (n=622) y MEX involucran más especies. La unidad Tenosique es el caso opuesto. Cuando se analiza individualmente presenta un intervalo de confianza pequeño, mientras que para los datos con base en la unidad MEX, el intervalo aumenta considerablemente. Esto significa que las especies que se localizan en la unidad Tenosique (n=130) tienen un valor filogenético alto. Los valores promedio de peso taxonómico para esta unidad local y para la unidad MEX son muy semejantes. Sin embargo, los valores para la unidad local con respecto a los valores de la unidad MEX son distintos. Un caso que permanece constante es el que representa la unidad Los Tuxtlas (n=487). Esta unidad presenta un valor promedio de peso taxonómico por especie semejante para cada uno de los tres casos presentados, es decir, para la unidad local, para BTP y para MEX. Esta semejanza en los valores es un artificio metodológico, lo cual significa que entre más especies se emplean para realizar los cálculos, más parecidos serán los valores promedio de peso taxonómico de cada uno de los taxones involucrados en las operaciones.

Al no existir un cladograma, se procedió a trabajar con base en la clasificación taxonómica. Sin embargo, existe un punto crítico, ya que la filogenia no está

representada totalmente en la clasificación. Tomando en consideración esta característica, se establece que estos índices son idénticos si se basan en árboles resueltos. Si éstos son parciales o sin resolver, los resultados son diferentes. Además, los datos proporcionados por los índices se encuentran influenciados por el número de especies incluidas en el cálculo. El análisis de los valores indica que el cálculo del índice de Vane-Wright aporta menos resolución, mientras que el de May proporciona más fidelidad en la estimación del peso filogenético de cada una de las especies.

Al considerar los valores de contribución para cada unidad geográfica fue posible identificar las diez especies de la familia Papilionidae que tienen el mayor aporte taxonómico en las unidades (Cuadro 1). No obstante, al pasar a la unidad BTP sólo seis especies de esta familia están representadas dentro de un total de 622 de Papilionoidea. La identificación de estas seis especies es el resultado de la clasificación empleada para realizar los cálculos, que propone a *Pterourus pilumnus* como un taxón de gran valor taxonómico. Sin embargo, esta especie tiene una distribución montana con clara afinidad neártica y ocasionalmente se desplaza a zonas de menor altitud, lo cual indica que tiene una distribución ajena a este tipo de vegetación. Esta especie solamente se localiza en la unidad Los Tuxtlas (lt) donde existe una gran mezcla de especies de afinidad neártica y neotropical y por consiguiente hacen de la unidad una zona de gran diversidad biológica. Tomando en cuenta una clasificación cladísticamente no resuelta y que el índice de May emplea para su cálculo el conteo de ramificaciones existentes en cada categoría a las que pertenece una especie, las seis especies mencionadas se localizan en la unidad bosque tropical perennifolio como monoespecíficas. Esta característica, así como el pertenecer a una sola subfamilia, les proporciona grandes valores, pues no presentan en su rama varias ramificaciones. Por ello, respecto a la raíz, los valores de contribución son elevados. Cuando en una categoría existen varias especies, los valores de contribución decrecen, mientras que para pocas o una sola especie en una rama, el valor se incrementa.

Estas especies no parecen ser buenas indicadoras en este tipo de vegetación. Algunas de ellas son de amplia distribución, como *Papilio polyxenes*, y otras, como *Pterourus pilumnus*, presentan una distribución que no corresponde con la de este tipo de vegetación.

La verdadera contribución de cada especie debe considerarse desde diferentes puntos de vista. Uno, el universo de especies utilizadas para realizar el cálculo de aporte filogenético; otro, el grado de resolución filogenética del cual se pueda disponer. Considerando exclusivamente el universo de Papilionoidea en México, no se puede obtener un valor de contribución, por ser una rama parcial, sin embargo, el valor puede ser aplicable en cuestiones de conservación. Los resultados de este estudio parecen indicar una sobreestimación, pero posiblemente no difiere de su valor "real". Sin embargo, como se ha mencionado, al incrementar el número de terminales y en conocimiento de una filogenia completa, el valor no se aleja demasiado de la realidad.

B) Aplicación estricta de los índices en una filogenia resuelta

Dependiendo del grado de resolución de la filogenia empleada, los valores de contribución filogenética para cada especie parecen resultar subestimados o sobreestimados. Sin embargo, los valores se calcularon para 622 especies de Papilionoidea y la filogenia utilizada influye en los resultados. Para comparar los datos de una filogenia sin resolver y otra resuelta, a continuación se presentan los cálculos para dos géneros de mariposas. Uno de ellos es *Rekoa* (Lycaenidae; Robbins 1991), con siete especies y el otro es *Danaus* (Nymphalidae; Vane-Wright *et al.* 1991), con 11 especies. Además se añaden algunas interpretaciones del método.

En *Rekoa* la contribución por especie es de 0.1145, aplicando el índice de May. La figura 2 presenta la información filogenética del género (Robbins 1991). Si se emplean ambos índices, todas las especies presentan los mismos valores.

Los resultados para *Rekoa* parecen ser una sobreestimación, mientras que para este análisis existe una subestimación, por los resultados de los valores de contribución. Los datos muestran una enorme diferencia en la magnitud del valor. No obstante, el valor real debe ser menor. Tal suposición se debe a que la filogenia utilizada en este trabajo se encuentra sin resolver. Además, existen más especies pertenecientes a Papilionoidea, por lo que no se tiene completo el contenido de información filogenética del grupo. Para la filogenia donde se analizan

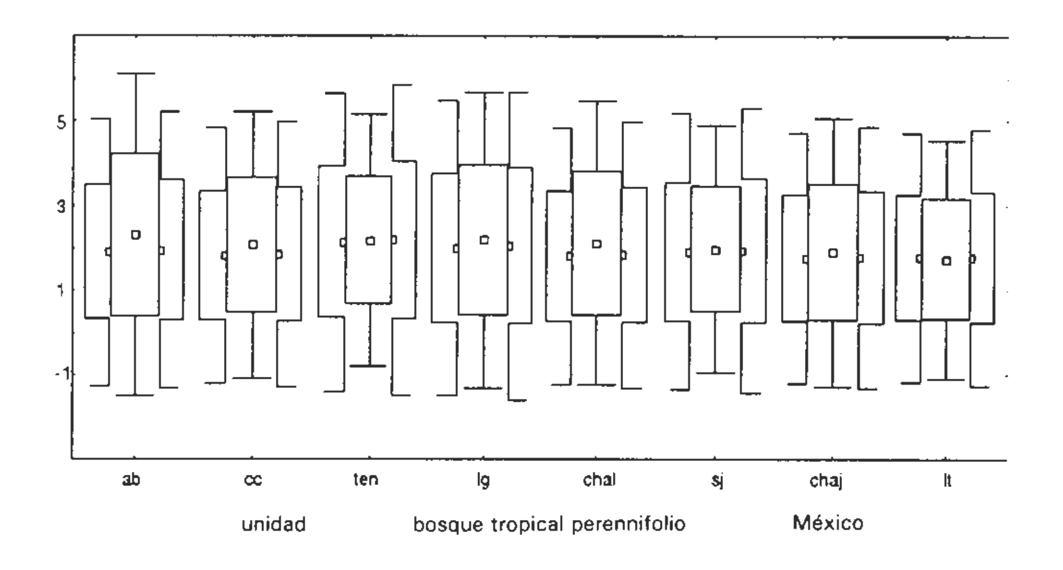
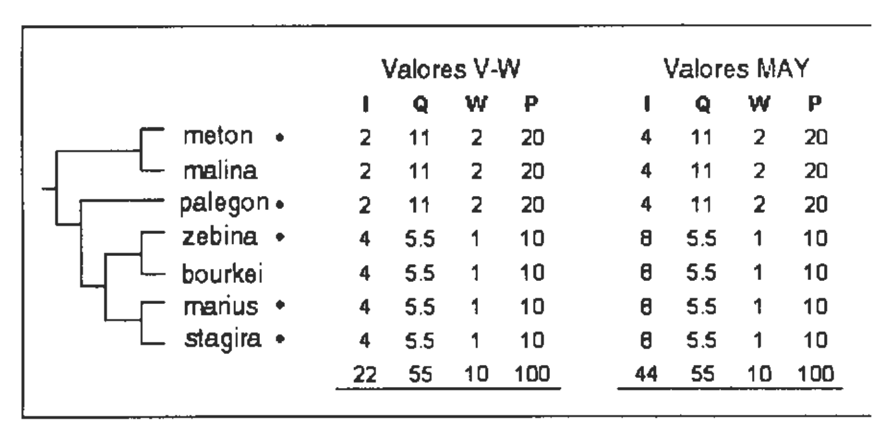


Fig. 2. Valores promedio por especie en cada unidad local y en las unidades BTP y MEX. El valor central corresponde a la unidad local, del lado izquierdo la unidad BTP y a la derecha para la unidad MEX.



	Valores V-W				Valores MAY			
	I	Q	W	P	I	Q	W	P
meton •	2	11	2	20	4	11	2	20
malina	2	11	2	20	4	11	2	20
palegon •	2	11	2	20	4	11	2	20
zebina •	4	5.5	1	10	8	5.5	1	10
bourkei	4	5.5	1	10	8	5.5	1	10
marius •	4	5.5	1	10	8	5.5	1	10
stagira •	4	5.5	1	10	8	5.5	1	10
	22	55	10	100	44	55	10	100

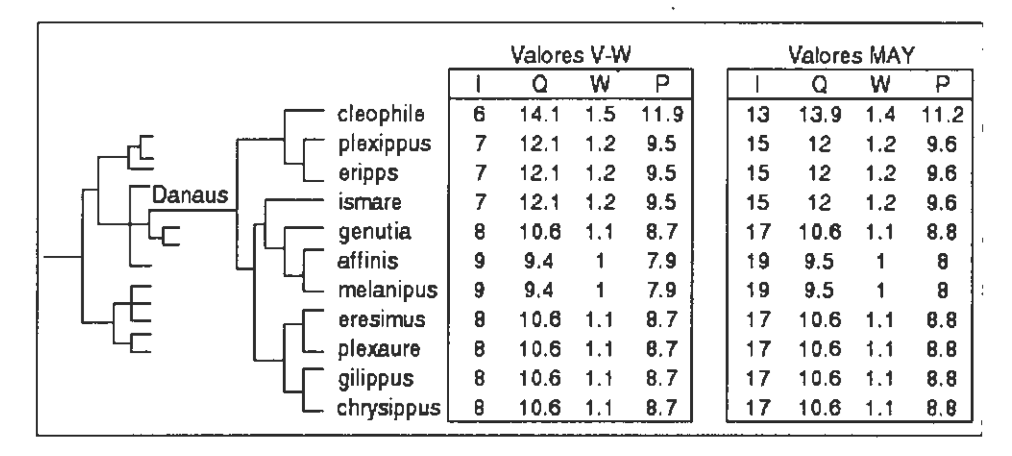
Fig. 3. Filogenia del género *Rekoa* (tomada de Robbins 1991) y sus valores de contribución taxonómica. Las especies marcadas se localizan en México y en el bosque tropical perennifolio.

exclusivamente las especies de un género, la sobreestimación existe porque sólo se dispuso de una rama de la filogenia, la cual en su conjunto es más compleja. Una sola rama tampoco representa el contenido total de información filogenética del grupo. Es importante considerar que una mejor interpretación del método se realizaría si se consideran más especies con las cuales podría compararse este resultado, es decir, respecto a qué se dice de determinada especie que tiene realmente una gran contribución filogenética.

Otro nivel de comparación entre los índices de contribución se establece al contar con la información de todos los géneros de una subfamilia. Anteriormente, ejemplificamos un solo género. Los Danainae son una subfamilia de Nymphalidae, conformada por 13 géneros, uno de ellos, *Danaus*, se utiliza para ejemplificar este caso. Comprende 11 especies (Ackery & Vane-Wright 1984), de las cuales, tres se localizan en México. Las contribuciones de estas tres especies en México para el índice de Vane-Wright son 0.1476 y para May 0.1066. Con base en el análisis, estos valores parecen indicar una subestimación para las especies involucradas. Al realizar los cálculos para la filogenia resuelta del grupo, el valor de contribución se eleva considerablemente (Fig. 3).

Para este mismo grupo se realizaron los cálculos considerando las relaciones filogenéticas de esta subfamilia con todas las que integran la familia. A su vez, esta familia se encuentra relacionada con otras familias que integran a la superfamilia Papilionoidea. Las propuestas filogenéticas usadas para la subfamilia Danainae y sus géneros siguen un arreglo (Ackery & Vane-Wright 1984), mientras que para las familias de Papilionoidea siguen otro arreglo (Nijhout 1991); los resultados y el cladograma del grupo se presentan en la figura 4.

Los datos para esta filogenia son de la misma magnitud. No obstante, el valor decrece unas décimas. Es evidente que cuanto más categorías se consideran para realizar los cálculos, el valor de contribución disminuye. Sin embargo, estos datos



	Valores V-W				Valores MAY			
	I	Q	W	P	I	Q	W	P
cleophile	6	14.1	1.5	11.9	13	13.9	1.4	11.2
plexippus	7	12.1	1.2	9.5	15	12	1.2	9.6
eripps	7	12.1	1.2	9.5	15	12	1.2	9.6
ismare	7	12.1	1.2	9.5	15	12	1.2	9.6
genutia	8	10.6	1.1	8.7	17	10.6	1.1	8.8
affinis	9	9.4	1	7.9	19	9.5	1	8
melanipus	9	9.4	1	7.9	19	9.5	1	8
eresimus	8	10.6	1.1	8.7	17	10.6	1.1	8.8
plexaure	8	10.6	1.1	8.7	17	10.6	1.1	8.8
gilippus	8	10.6	1.1	8.7	17	10.6	1.1	8.8
chrysippus	8	10.6	1.1	8.7	17	10.6	1.1	8.8

Fig. 4. Filogenia del género *Danaus* (Tomada de Ackery & Vane-Wright 1984) con sus respectivos valores de contribución taxonómica.

corresponden a una rama de un solo árbol. Considerando que esta rama es completa en una sola dirección, los resultados indican nuevamente una sobreestimación en los resultados.

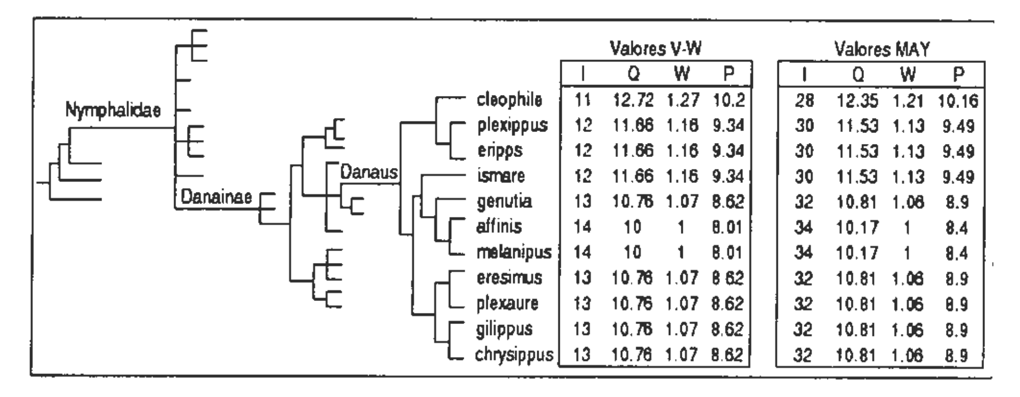
Los resultados obtenidos para los géneros anteriores se analizaron para las ocho unidades. Para *Rekoa,* la unidad lt presenta el peso taxonómico más alto (**W**=7), le siguen las unidades cc (**W**=5), sj y chj (**W**=4), cha (**W**=2), mientras que las otras tres unidades, al no presentar el género, tienen un peso taxonómico nulo. Considerando los valores obtenidos para las unidades BTP y MEX se tienen los mismos resultados: lt es la unidad con mayor peso taxonómico, siguiendo en importancia cc, sj, chj y cha.

Para el género *Danaus* la evaluación se dificulta. El problema consiste en que las unidades presentan el mismo número de especies, por lo que al sumar el valor de contribución por unidad, todas tienen el mismo. Las tres especies que se localizan en México están representadas en todas las unidades, a excepción de la unidad ten que sólo presenta dos (*D. gilippus* y *D. plexippus*), por lo que los datos con base en la filogenia resuelta y en la filogenia sin resolver, tienen un mismo peso taxonómico.

Tomando en cuenta lo anterior, puede concluirse que los datos están influenciados. Esta influencia del valor de contribución se establece cuando existe una comparación. Debe aclararse respecto de qué especie o grupo de especies se dice que existe un valor de contribución alto. Si consideramos las relaciones filogenéticas de Papilionoidea (Fig. 5), se interpreta de inicio que las especies de la familia Papilionidae son las que presentan los valores de contribución más altos, porque la familia es la más basal en la filogenia y los valores de contribución filogenética más elevados serán de las especies de esta familia. En nuestra aplicación del método, las especies con mayor contribución filogenética son las pertenecientes a esta familia, lo cual indica que trabajando con una filogenia parcial los datos son

iguales. Esto a la vez indica que probablemente la filogenia es un artificio metodológico para la interpretación de los índices. En este caso particular existe una correspondencia al utilizar una filogenia incompleta y sin resolver.

Si se considera la filogenia de Papilionidae (Miller 1987), los datos muestran que las especies de Baroniinae serán las de mayor contribución filogenética. Si observamos nuestros datos nuevamente se tiene congruencia en caso de utilizar una filogenia "completa". La especie *Baronia brevicornis*, única representante de la subfamilia, tiene un valor de contribución alto si se considera a la unidad MEX, ya que es la única especie localizada en México.



	Valores V-W				Valores MAY			
	I	Q	W	P	I	Q	W	P
cleophile	11	12.72	1.27	10.2	28	12.35	1.21	10.16
plexippus	12	11.66	1.16	9.34	30	11.53	1.13	9.49
eripps	12	11.66	1.16	9.34	30	11.53	1.13	9.49
ismare	12	11.66	1.16	9.34	30	11.53	1.13	9.49
genutia	13	10.76	1.07	8.62	32	10.81	1.06	8.9
affinis	14	10	1	8.01	34	10.17	1	8.4
melanipus	14	10	1	8.01	34	10.17	1	8.4
eresimus	13	10.76	1.07	8.62	32	10.81	1.06	8.9
plexaure	13	10.76	1.07	8.62	32	10.81	1.06	8.9
gilippus	13	10.76	1.07	8.62	32	10.81	1.06	8.9
chrysippus	13	10.76	1.07	8.62	32	10.81	1.06	8.9

Fig. 5. Filogenia de *Danaus* hasta nivel de familia (Tomada de Ackery & Vane-Wright 1984), con sus valores de contribución taxonómica.

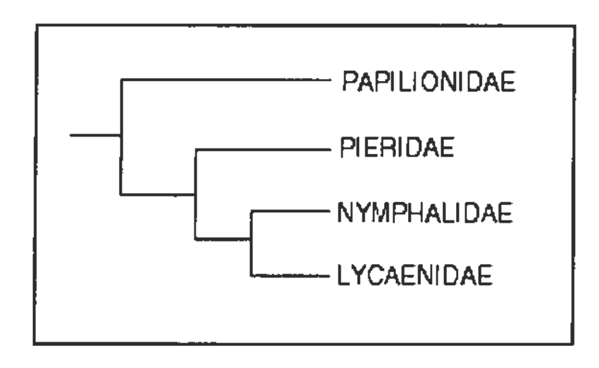


Fig. 6. Filogenia de las familias de Papilionoidea (Tomado de Nijhout 1991).

Discusión

El mejor indicador para nuestros datos está en función de la filogenia utilizada, considerando la propuesta de May (1990) para realizar los cálculos. En primer término debe existir una filogenia completa del grupo a trabajar, y con base en ella realizar los cálculos. Para Papilionoidea no se tiene tal información, el problema de su filogenia se resume a que sólo existe para grupos terminales o es completa para algunas ramas no tan basales. Considerando la falta de esta información se procedió a disponer de la proveniente de su clasificación. Esto se realizó para dar equilibrio entre la clasificación y la filogenia; sin embargo, existe un punto crítico, ya que la filogenia no está representada en la clasificación.

Un primer análisis indica que los índices son idénticos si se basan en árboles resueltos; sin embargo, si éstos son parciales o sin resolver, los resultados difieren. Además, los resultados de los índices se encuentran influenciados por el número de taxones incluidos en el cálculo. El análisis de los valores indica que para el cálculo del índice de Vane-Wright existe menos resolución, mientras que el de May proporcionó más exactitud en la estimación.

Con base en los valores de contribución para cada unidad geográfica, fue posible identificar a diez especies con el mayor aporte taxonómico; sin embargo, al pasar a la unidad bosque tropical perennifolio, que es la unidad mayor, sólo tenemos a seis especies representadas de un total de 622. La identificación de estas seis especies es el resultado de la filogenia empleada para realizar los cálculos. Esta filogenia propone a *Pterourus pilumnus* con gran valor taxonómico; no obstante, esta especie tiene una distribución montana con clara afinidad neártica y casualmente se desplaza a zonas de menor altitud, lo cual indica una distribución ajena a este tipo de vegetación.

Considerando que la filogenia empleada no se encuentra resuelta y que el índice de May emplea para su cálculo el conteo de ramificaciones existentes en cada grupo a los que pertenece un taxón, las seis especies mencionadas se presentan en la unidad bosque tropical perennifolio como taxones monoespecíficos. Esta característica, así como el pertenecer a una sola subfamilia de la familia, les hace tener valores grandes, pues no presentan en su rama varias ramificaciones, por lo que con respecto a la raíz, los cálculos de los valores de contribución son elevados. Cuando en un grupo existen varios taxones, los valores de contribución decrecen, mientras que para pocos o un solo taxón en una rama, el valor se hace más grande. Los seis géneros presentan sólo una especie, provocando con ello que su valor sea alto. Estos resultados están fuertemente influenciados por la filogenia utilizada basada en la clasificación.

Estas especies no parecen ser buenas indicadoras en este tipo de vegetación; algunas de ellas son de amplia distribución y otras, como *Pterourus pilumnus*, presentan una distribución que escasamente coincide con la de este tipo de vegetación. De la Maza & White (1990) elaboraron una lista de papilionoideos

indicadores de bosque tropical perennifolio (*Callithomia hezia*, *Godyris zavaleta*, *Aeria aurimedea*, *Napeogenes tolosa*, *Hyposcada virginiana*, *Heliconius hecalesia*, *H. cydno*, *H. sapho*, *H. hecale*, *Chlosyne gaudialis*, *Nessaea aglaura*, *Perrhybris pamela*, *Dismorphia fortunata*, *Enantia lysimnia*, *Parides sesostris*, *P. iphidamas* y *Battus lycidas*), si estos taxones son elementos de relevancia en este tipo de vegetación, cabría pensar que poseen un valor alto de contribución filogenética. Sin embargo, esto no es así. Si bien las especies que citan estos autores se encuentran en nuestra lista, no tienen un gran aporte al conjunto de 622 especies registradas, sino que tienen una contribución menor. Esto obedece al número de ramificaciones a los que pertenece cada especie, como se mencionó anteriormente: las especies forman un grupo dentro de un género, que a su vez se encuentra incluido dentro de una subfamilia con varios géneros, y con la subfamilia pasa por el mismo caso. Algunas de estas especies son de géneros monoespecíficos; sin embargo, esta característica no las hace tener un valor alto de contribución, ya que éstas pertenecen a grupos con varias ramificaciones con dirección hacia la raíz.

La verdadera contribución de cada taxón debe considerarse con base en varios puntos de vista; uno de ellos debe ser el universo de taxones utilizados para realizar el cálculo de aporte filogenético, intentando que la filogenia del conjunto se encuentre resuelta. Considerando exclusivamente el universo de los papilionoideos en México, no se puede obtener un valor de contribución, por ser una rama parcial. Los resultados de este estudio parecen indicar una sobreestimación, pero posiblemente no difiere de su valor "real". El análisis con todos los Lepidoptera o sólo con la rama de los Papilionoidea para México es un problema que metodológicamente debe resolverse con base en los objetivos y la disponibilidad de información.

La evaluación de estos resultados coincide con los datos de número de especies, esto es, las áreas con gran riqueza de especies son áreas con alta diversidad filogenética. Los Tuxtlas tiene el mayor número de especies y presenta el peso taxonómico más alto. Santos del Prado (1996) llega al mismo patrón trabajando con mamíferos, pues sus resultados también indican que las áreas con gran riqueza son áreas con alto peso taxonómico. La autora utilizó ambos índices y estableció que no son significativamente diferentes, por lo cual es indistinto utilizar cualquiera de ellos; sin embargo, con base en este trabajo, lo anterior no se cumple, cada uno de los índices aporta resultados distintos.

Con base en nuestros datos, el universo de taxones empleados y la filogenia utilizada indican correspondencia en los resultados. Tomando en cuenta los valores de contribución que se obtuvieron para el género *Rekoa*, aplicando estrictamente los índices y con base en una filogenia sin resolver, se obtuvieron los mismos resultados. La unidad lt es la de mayor peso taxonómico (W= 7), considerando a la filogenia resuelta y a todas las especies del género *Rekoa*, pasando a una filogenia sin resolver y solamente con el universo de taxones de la unidad México (1 006 especies), se obtiene lo mismo; es decir, lt es la unidad con mayor peso taxonómico (W= 0.3475). Tomando en cuenta a la unidad BTP (622 especies), también lt es la

unidad con mayor peso (W= 0.5725). Con todo lo anterior, utilizar una filogenia resuelta de un grupo "pequeño" de taxones conduce a los mismos resultados que el utilizar una filogenia sin resolver con un gran número de taxones. Los datos obtenidos apoyan tal afirmación; sin embargo, en este trabajo no evaluamos la eficacia de los índices.

Conclusión

La diversidad filogenética es una herramienta de gran valor cuando se utiliza en biología de la conservación; sin embargo, caracterizarla presenta varios puntos críticos. El principal es que nuestro modelo no tiene la forma real (filogenia). El optimizar un sistema aun cuando no se tienen los requisitos (filogenia completa) es complicado. Al identificar los parámetros a resolver y caracterizarlos bajo un simulador (categorías taxonómicas), el modelo refleja que se asumen las relaciones de manera satisfactoria. La preocupación más importante es entender los fundamentos de su éxito (o fracaso) en la aplicación general.

La evaluación de índices de diversidad y el número de especies condujo a la misma conclusión: las áreas con gran riqueza de especies son áreas con gran diversidad filogenética. La evaluación de la diversidad de una zona a partir de dos conceptos diferentes, conduce a resultados similares. Sin embargo, el concepto de diversidad filogenética debe aplicarse con cautela por los problemas metodológicos que implica.

El problema de la filogenia es de importancia si el universo de taxones carece de relaciones de parentesco plenamente resueltas, ya que para el análisis todos los taxones tendrán un mismo valor filogenético en una topología. Es necesario aclarar que no se evaluó la eficacia de los índices. Para hacerlo, se necesita un análisis más profundo, no sólo de dos índices sino de más, donde se manejen distintas variables metodológicas como el número de taxones empleados, la utilización de diferentes filogenias (sin resolver y resueltas), el análisis de complementariedad, etc. La intención es presentar una discusión del método que aparentemente se ajusta al análisis de los índices.

Agradecimientos. A Armando Luis Martínez, Juan José Morrone Lupi y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios al manuscrito.

Literatura citada

ACKERY, P. R. & R. I. VANE-WRIGHT. 1984. *Milkweed butterflies: Their cladistics and biology*. Cornell University Press, Ithaca, New York. 425 p.

DE LA MAZA, R. E. & A. WHITE L. 1990. Rhopalocera de la Huasteca Potosina, su distribución, composición, origen y evolución. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 13*: 29-88.

HEPPNER, J. B. 1993. Keys to families of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera 4* (Suppl. 3): 1-28.
LLORENTE, J., A. LUIS, I. VARGAS & J. SOBERÓN. 1993. Biodiversidad de las mariposas: Su conocimiento y conservación en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 44*: 313-324.
MAY, R. M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature 347*: 129-130.
MILLER, J. S. 1987. Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History 186*: 365-51.
NIJHOUT, H. F. 1991. *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. and London. 297 pp.
SALINAS, G. J. L. 1999. Análisis de la diversidad de los Papilionoidea (Lepidoptera, Rhopalocera) de los bosques tropicales de la vertiente atlántica de México. Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM., México, D.F.
SANTOS DEL PRADO, K. G. 1996. Diversidad y conservación de mamíferos en México: un enfoque taxonómico y filogenético. Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
ROBBINS, R. K. 1991. Evolution, comparative morphology and identificacion of the eumaeine butterfly genus *Rekoa* Kaye (Lycaenidae: Theclinae). *Smithsonian Contributions to Zoology 498*: 1-64.
VANE-WRIGHT, R. I., C. J. HUMPHRIES & P. H. WILLIAMS. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biology Conservation 55*: 235-254.

Recibido: 25. xi. 2002
Aceptado: 11. iii. 2003